Über tütenförmige Blätter und die ungeschlechtliche Vermehrung von Bryophyllum proliferum Bowie'

Von Wilhelm Figdor

(Mit 4 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 13. Dezember 1928)

Gelegentlich der Fortsetzung meiner Studien über ascidienförmige Blätter von *B. calycinum* Salisb.² kultivierte ich, um immer genügend Versuchsmaterial zu haben, eine größere Anzahl von *Bryophyllum*-Exemplaren teils hier teils in einem mir stets zugänglichen Gewächshause auf dem Lande. Zwei von den auswärts gezogenen Topfpflanzen gelangten zur Blüte. Es war mir sofort klar, daß ich meine früheren Beobachtungen nicht an *B. calycinum* gemacht hatte. Unter diesem Namen erhielt ich nämlich seinerzeit die Pflanze, von der alle übrigen Exemplare meiner Kultur abstammten. Herr Dr. Handel-Mazetti, Kustos am naturhistorischen Museum in Wien, stellte fest,³ daß der ihm zur Bestimmung übergebene Blütenstand nebst Blättern vom *B. proliferum* Bowie herrührt. Es beziehen sich demnach meine in obenerwähnter Arbeit und auch der folgenden⁴ mitgeteilten Versuche auf die letzterwähnte Art allein. Dies soll hier ausdrücklich richtiggestellt werden.

Daß manchmal ganz ähnliche Bildungen, die ich experimentell hervorgerufen hatte, an *Bryophyllum*-Blättern, anscheinend durch Tierfraß verursacht, aufgetreten sind, habe ich bereits erwähnt. In den letzten Jahren sind nun sowohl an Topfpflanzen wie auch an Exemplaren dieser Art, die während der Sommermonate im Freien im Grund (in guter Mistbeeterde) hier gehalten wurden, neben normal ausgebildeten Assimilationsorganen tütenförmige Blätter in großer Zahl beobachtet worden. Da sie hinsichtlich ihrer Gestaltung stark

¹ Ein Auszug dieser Arbeit erschien unter dem Titel: Mitteilungen aus der biologischen Versuchsanstalt der Akad. d. Wiss. in Wien (Pflanzenphysiologische Abteilung, Vorstand Prof. Dr. W. Figdor). "Über tütenförmige Blätter und die ungeschlechtliche Vermehrung von *Bryophyllum proliferum* Bowie« von Wilhelm Figdor (Vorläufige Mitteilung) im Akad. Anzeiger 1928, Nr. 27.

² Figdor W., Über experimentell hervorgerufene ascidienförmige Blätter von Bryophyllum calycinum Salisb. Flora od. allgem. bot. Zeitung, Neue Folge, 18. und 19. Bd. (1925), p. 111 ff.

³ Ich danke ihm hiefür auch an dieser Stelle bestens.

⁴ Figdor W.: Über das Restitutionsvermögen der Blätter von *Bryophyllum «allycinum* Salisb. Planta, Archiv für wiss. Botanik (Abt. E der Zeitschr. f. wiss. Biologie), 2. Bd., 1926, p. 424 ff.

⁵ Siehe Figdor, Flora, p. 114.

G. J. C. Costerus und Smith erwähnen das Vorkomen von ascidienförmigen Blättern bei B. proliferum in den Tropen (vgl. Figdor, 1. c. 113). Sie sprechen

von dem Bekannten (vgl. die Abbildungen in erstgenannter Arbeit) abwichen, halte ich es nicht für uninteressant, diese Formen kurz zu beschreiben. Außerdem ergaben sich stets Gesetzmäßigkeiten betreffs des Auftretens eben erwähnter teratologischer Bildungen an solchen Assimilationsorganen, die eine andere Gestalt aufwiesen als wie wir sie durch die Systematiker¹ kennen gelernt haben. Es kommt hiedurch die ungleiche morphologische Wertigkeit der



Fig. 1. Bryophyllum proliferum. Abnorm gestaltetes Blatt mit Ascidienbildungen. 1/3 der natürlichen Größe.2 A Ein Auszug dieser Arbeit erschien unter dem Titel: Mitteilungen aus der

einzelnen Partien des zusammengesetzten Blattes in unserem Falle meines Erachtens klar zum Ausdruck.

nur von »stalked pitcher«. Bemerkenswert erscheint mir, daß hier und dort die gleichen teratologischen Bildungen aufgetreten sind, womit natürlich nicht gesagt sein soll, daß die Ursachen hiefür überall und immer die gleichen gewesen sind.

¹ In der Diagnose heißt es nur: folia opposita, crassa, petiolata; alia impari pinnata; nunc segmentis 1-2 jugis, interdum nullis, terminali maximo interdum solitario, pinnis ovatis oblongis crenatis, crenis punctum opacum in plantulam facile evolutam gerentibus. Vgl. Curtis's Bot. Magazine von Hooker bearbeitet. t. 5147. Vgl. auch R. Hamet, Monographie du genre Kalauchoe. Bulletin de l'Herbier Boissier, Genève, 2. série, T. VIII (1908), p. 19.11 me bau au estado O. J. . nados12 Sämtliche Figuren sind nach Photos hergestellt. Murvalloug A jod mattala

Zahlreiche Beobachtungen, während dreier Jahre angestellt, ergaben zusammenfassend folgendes:

- 1. Das ganze Endblättchen des unpaarig gefiederten Blatteskann in eine Ascidie, die hinsichtlich ihrer Größenverhältnisse in den einzelnen Fällen stark variierte, umgewandelt werden. Seltener erfährt ein ganzer, seitlich gelegener Fiederabschnitt die eben erwähnte Ausbildung.
- 2. Falls eine Seitenfieder erster Ordnung wieder gesiedert erscheint,² kann das Endblättchen dieser Seitenfieder selbst eine bechersörmige Ausgestaltung ersahren (Fig. 1). Die Gesamtlänge des Fiederabschnittes erster Ordnung betrug, um nur ein Beispiel anzuführen, 7·4 cm. Die beiden Seitenfiedern (zweiter Ordnung, 1 cm von der Hauptspindel entsernt) sind 3 cm, beziehungsweise 2·4 cm lang und 1·5, beziehungsweise 1·3 cm breit. Länge des Ascidienstieles 2·8 cm (vom Medianus der Seitenfiedern zweiter Ordnung an gerechnet). Länge der Ascidie selbst 3·6 cm, Breite 1·9 cm und Höhe 0·7 cm. Ausgefallen ist mir eine ganz ähnliche Bildung, bei welcher, anschließend an die Seitenfiedern zweiter Ordnung, am Petiolus des in eine Ascidie umgewandelten Endblättchens selbst wieder ein kleines blattförmiges Gebilde von der Gestalt des Endblättchens sitzt.
- 3. Es treten langgestielte Ascidien, seitlich aus der Rhachis des einfach gefiederten Blattes sich entwickelnd, auf. Ihr Ursprungsort kann ein verschiedener sein. Entweder kommt der Blattstiel einer Ascidie direkt an den Medianus einer Seitenfieder in apicaler Richtung anschließend zur Ausbildung (a), oder er entsteht zwischen zwei aufeinanderfolgenden Fiederblättchen, verschieden weit von diesen entfernt (b). Zur Erläuterung des eben Gesagten möge für beide Fälle je eine zahlenmäßige Angabe gegeben werden.
- a) Länge einer kahnförmig gestalteten Seitenfieder 6·4 cm, größte Breite derselben 2·7 cm (eben gemessen). Der Ascidienblattstiel, 4·5 cm lang, kommt hier und auch sonst stets unterhalb der Blattfieder zu liegen, das tütenförmige Blatt (3·5 cm lang und 1·3 cm hoch) erscheint teilweise von dem darüber liegenden Fiederabschnitt, von oben gesehen, verdeckt.
- b) Ungefähr 1 cm weit von dem Rand eines Fiederblattes an der Rhachis, gegen die Blattspitze zu verschoben, befindet sich eine Ascidie 4·2 cm lang und 1·3 cm hoch, von einem 4·5 cm langen Stiel getragen. Entweder kommt dieser annähernd in die Ebene zu liegen, die von den Blattsiedern gebildet wird, oder er ladet ungefähr unter einem Winkel von 45° nach obenhin zwischen den aufeinanderfolgenden Fiederblättern aus.

¹ Im äußersten Falle wurde solch ein becherförmiges Blatt, längs der Medianebene (unten) gemessen, 9 cm lang, während die Höhe des Bechers eine Längevon 2.5 cm aufwies.

² Vgl. die eben erwähnte Diagnose. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist die doppelte Fiederung der Blätter auf das üppige Wachstum der Pflanzen zurückzuführen. Sie wurden bis 1.70 m hoch.

4. Zeigen die Blätter von *B. proliferum* oftmals eine Ausbildung, wie sie aus der beifolgenden Figur (Fig. 1) besser als durch eine ausführliche Beschreibung zu ersehen ist. Ich möchte hiezu bemerken, daß es sich hier um ein fünfpaariges Fiederblatt handelt, bei welchem die längs der Blattspindel herablaufenden, basalwärts gelegenen Partien der einzelnen Fiederblättchen¹ sich allmählich von der Blattspitze gegen die Basis zu fortschreitend, von dem eigent-

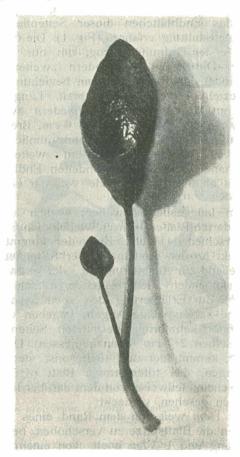


Fig. 2. Bryophyllum proliferum. In eine Ascidie umgewandelter Fiederabschnitt erster Ordnung mit seitlicher Ascidienbildung. Nat. Größe,

lichen Blatte trennen. Falls Ascidienbildungen an derartig gestalteten Assimilationsorganen auftreten, sieht man diese immer nur aus den eigentlichen Fiederabschnitten (das sind die apicalwärts gelegenen Partien) sich entwickeln.

Es kommt auch vor, daß die basalwärts ausgebildeten Teile des obersten, gegen die Blattspitze zu gelegenen Fiederblattpaares direkt anstoßen an das zunächst in der Richtung der Abstammungsachse befindliche. Eine Rhachis ist dann ebendort gar nicht ausgebildet.

5. Öfters wurden seitlich gelegene Ascidenbildungen an den Stielen von schlauchförmigen Blättern selbst beobachtet. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind sie homolog den Seitenfiedern zweiter Ordnung. Merkwürdigerweise nahmen sie manchmal ihren Ursprung von der morphologischen Oberseite der Petioli aus. In einem Falle erschien eine ganze Seitenfieder erster Ordnung in eine langgestielte Ascidie umgewandelt, von deren Petiolus selbst wieder ein gestieltes, schwach becherförmiges Blatt zur Entwicklung kam (siehe Fig. 2). Unter Umständen bildete sich überhaupt nur ein napfförmiges Blatt aus. In anderen Fällen hatten sich stielförmige Gebilde, anscheinend Petioli (sie wurden 1 bis 1·5 cm lang), allein entwickelt, ohne jede Andeutung einer Laminabildung.

Wodurch diese Ascidien, die hinsichtlich ihrer Wachstumsgeschwindigkeit gleichen Schritt hielten mit der Entwicklung normaler Blätter, hervorgerufen wurden, ist mir in unserem Falle auch heute noch gänzlich unklar. Es ist nur bemerkenswert, daß in den beiden letzten Jahren zahlreiche Pflanzen, die diese charakteristischen Schlauchblätter zeigten, öfters von Schmierläusen (der Gattung Pseudococcus¹ angehörig) befallen waren. Vielleicht steht die Stoffentnahme, beziehungsweise die Verletzung, die die Pflanzen durch diese Tiere erleiden, im Zusammenhange mit dem Auftreten erwähnter teratologischer Bildungen. Erst wenn es mir gelungen sein wird, die Versuchsexemplare gänzlich frei von tierischen und auch pflanzlichen Schädlingen² zu halten, soll über die Möglichkeit, ascidienförmige Blätter auf operativem Wege hervorzurufen, berichtet werden.

Zum Schluß noch eine Bemerkung betreffs der ungeschlechtlichen Vermehrung dieser Art. Blattbürtige Sprosse treten, wie bekannt, in den Kerben der Blätter, und zwar schon zur Herbstzeit, sowohl an Freiland- wie auch an Gewächshauspflanzen an alten, ausgewachsenen Blättern auf, sei es, daß sie sich noch im Zusammenhange mit der Pflanze befinden oder daß sie von dieser abgetrennt wurden. Auch eine Umwandlung der morphologisch verschieden wertigen Abschnitte in ganz verschieden große Ascidien hat keinen Einfluß auf die Ausbildung von blattbürtigen Sprossen. (Fig. 3.) Die ersten Blattpaare all dieser zeigen mit wenigen Ausnahmen, ebenso wie dies bei B. calycinum und B. crenatum der Fall ist, deutlich die Erscheinung der Anisophyllie in der gewöhnlichen Weise, d. h. das äußere (untere Blatt) ist größer als das innere, oberseits gelegene. Auffällig erschien mir jedoch bei zahl-

¹ Es handelt sich um eine den beiden Arten *P. adonidum* (L.) Westw. und *P. citri* (Risso) Fern. nahestehende Form, die jedoch mit keiner der beiden genannten Arten identifiziert werden konnte. Ich danke Herrn Dr. Miestinger (von der Bundesanstalt für Pflanzenschutz) bestens für seine Bemühungen, die Spezies festzustellen.

² Es traten nämlich manchmal auch Pilze auf den Blättern im Gewächshause auf.
³ Vgl. Figdor, Die Erscheinung der Anisophyllie. Eine morphologischphysiologische Studie (bei Franz Deuticke, Leipzig und Wien, 1909), p. 62 und 63.
Auf letzt genannter Seite, Zeile 16 von oben soll es heißen: »größer« statt → kleiner«
Vgl. die daselbst angeführte Literatur.

reichen Exemplaren, daß die Pflanze auch noch an anderen Steller der Blätter als an den früher erwähnten Sprosse, und zwar adventive zu bilden imstande ist, durch welche die Erhaltung der Art sichergestellt erscheint. Es traten nämlich sowohl an ausgereiften Blättern, die noch im Verbande mit der Mutterpflanze waren, wie auch an Blättern, die von den Achsenteilen abgetrennt und in ein mit Wasser gefülltes Glas oder in feuchten Sand gesteckt wurden, auf der Oberseite der Rhachis, ebendort wo die Fliederabschnitte von der Hauptspindel ausladen, genauer gesagt, oberhalb der Stellen, wo die in die Fliederabschnitte eintretenden Leitbündel von denen der Rhachis abzweigen Sprosse¹ entweder in Ein- oder in Mehrzahl auf. (Fig. 4). Besonders stark entwickelten sie sicht dann, wenn die Blätter vom Rande her, wahrscheinlich infolge zu

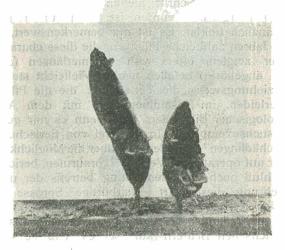


Fig. 3. Bryophyllum proliferum. Tütenförmiges Blatt mit blattbürtigen (40 Tage alten) Sprossen in den Kerben. Versuchsdauer: 6. Okt. bis' 20. Nov. 1928. Annähernd $^{1/2}_{2}$ der nat. Größe.

geringer Wasserzufuhr, einzutrocknen begannen. An alternden, an der Achse befindlichen Blättern hatte es oftmals den Anschein, daß an eben erwähnten Stellen überhaupt nur ein Blatt gebildet wurde, das mit seiner Spitze in bezug auf das ganze Fiederblatt akroskop gerichtet erschien. Nach meinem Dafürhalten handelt es sich hier um einen besonders in die Augen springenden Fall der Ungleichblättrigkeit, bei der das an der Außenseite des Sprosses stehende Blatt (das erste Blattpaar ist in bezug auf die Rhachis median orientiert) im Wachstum gefördert erscheint.² Dies ist deshalb

² Vgl. Küster, Beobachtungen über Regenerationserscheinungen an Pflanzen, II, Beihefte zum bot. Zentralblatt, Bd. 15 (1903), p. 425 ff.

Auch Würzelchen bildeten sich an diesen bei entsprechender Feuchtigkeit der Atmosphäre.

besonders erwähnenswert, weil an normalen Seitenachsen erster Ordnung bei dieser Art gerade das umgekehrte Verhältnis zu beobachten ist. Die an der Innenseite der Sprosse befindlichen Blätter



Fig. 4. Bryophyllum proliferum. Adventivbildungen auf der Oberseite der Rhachis an den Abzweigungsstellen der Leitbündel in die Fiederabschnitte. Nat. Größe.

sind im Wachstum gefördert gegenüber den an der Außenseite der Sprosse gelegenen Blättern, d. h. die ersteren sind länger und breiter als die letzteren. Ein ungefähr 55 cm hohes Freilandexemplar, dessen Stammdurchmesser knapp über dem Erdboden gemessen 4.5 cm

betrug, hatte 12 Blattpaare entwickelt, deren drei oberste ihr Wachstum noch nicht abgeschlossen hatten. Die ausgewachsenen Blätter wiesen ungefähr eine Länge von 35 cm auf. In den Blattachseln des 5. und 7. Blattpaares, von unten gerechnet, hatten sich Seitensprosse entwickelt, an denen »Endotrophie«1 in schönster Weise ausgebildet erschien. Einige Zahlen mögen diese Verhältnisse näher erläutern. Die Achsen waren nur 3 cm lang und hatte eine jede drei Blattpaare entwickelt. Das erste Blattpaar ist stets lateral gestellt. Das zweite, median orientierte Blattpaar war auffällig anisophyll, und zwar wies das innere, nach oben gewendete Blatt eine Länge von 13, beziehungsweise 11 cm auf, während das nach unten gewendete, das äußere 1.3. beziehungsweise 0.8 cm lang war. Wir haben hier ein weiteres Beispiel dafür, daß selbst bei ein und derselben Pflanzenart, je nach den äußeren Umständen, unter welchen sie sich befindet. Exo- beziehungsweise Endotrophie in Erscheinung treten kann. Im Zusammenhange mit dieser Erscheinung sei daran erinnert, daß auch bei Vertretern des Genus Sempervivum und nach meinen Beobachtungen bei Cotyledon-Arten an den dem Horizonte gegenüber geneigten Hauptachsen die oberseits gelegenen Blätter länger, beziehungsweise größer sind als die unterseits inserierten.2

¹ Vgl. Wiesner, Über Trophieen nebst Bemerkungen über Anisophyllie. Ber. der D. bot. Ges., Bd. XIII (1895), p. 481.

² Vgl. Doposcheg-Uhlar, Die Anisophyllie bei Sempervivum, Flora 105-(1913), p. 162 ff.